Über
Lichtreaktionen von Landasseln

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde einer Hohen
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von

Annemarie Müller
aus Cassel

Göttingen 1925

Referent: Prof. KÜHN.

Tag der mündlichen Prüfung: 14. Mai 1924.

ÜBER LICHTREAKTIONEN VON LANDASSELN.

Von

ANNEMARIE MÜLLER.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Göttingen.)

Mit 25 Textabbildungen.

(Eingegangen am 10. Mai 1925.)

Inhalt.

Seite

Einleitung 113
Allgemeine Vorbemerkungen 115
Material 115
Bau und Stellung der Augen 115
Technik der Versuche 117
Die Versuche 117
I. Photokinese 118
II. Phototaxis 118
A. Umstimmbarkeit des Sinnes der Phototaxis 118
B. Photophobie 120
1. Negativ reagierende Tiere 120
2. Positiv reagierende Tiere 121
C. Phototropotaxis 121
1. Negativ reagierende Tiere 121
a) ungeblendet 121
b) völlig geblendet 127
c) teilweise geblendet 128
α) ein Auge völlig geblendet 128
β) ein Auge völlig, das andere teilweise geblendet . . . 132
γ) ein Auge teilweise geblendet, das andere unversehrt . 133
2. Positiv reagierende Tiere 134
a) ungeblendet 134
b) einseitig geblendet 140
Zusammenfassung der Ergebnisse 142
Literaturverzeichnis 143

Einleitung.

Lichtsinnversuche mit Asseln wurden zum ersten Male von COLE (1906) angestellt in der Absicht, die bilderzeugende Fähigkeit der Augen zu prüfen. Da die Mauerassel (*Oniscus asellus*), die sich bei Versuchen mit einem Licht als „entschieden negativ in ihren Reaktionen zeigt", zwischen zwei Lichtern gleicher Intensität aber verschiedener Größe in 7 vH. der Fälle sich von dem größeren Licht wegwandte, spricht COLE ihr ein gewisses Maß von Bildsehen zu, das ihm — wenn auch nur gering

— doch immerhin größer scheint als bei der *Tenebrio*-Larve, bei der die Wendungen vom größeren Licht weg nur 1,5 vH. betragen. Es erscheint nicht berechtigt, aus diesem Versuchsergebnis Schlüsse auf die Leistungsfähigkeit der Augen von *Oniscus* zu ziehen. Eine Arbeit von Abbot (1918) beschäftigt sich eingehender mit den Lichtreaktionen von Landasseln, wobei der ökologische Gesichtspunkt der leitende Gedanke der Untersuchung ist: "the plan has been 1. to study the reactions of landisopods to one of the most important environmental factors, namely light, 2. to find out if these reactions assist in fitting the animals in question to occupy their present habitat." Es wurden von Abbot *Oniscus asellus* und 2 *Porcellio*-Arten auf ihr Verhalten zum Licht geprüft und dabei 3 Arten von Reaktionen unterschieden: Photokinesis, Phototaxis und „vision". Abbot spricht von „increased activity" als einer photokinetischen Wirkung des Lichtes, macht aber keine näheren Angaben darüber. Seine Experimente erstrecken sich nur auf die Phototaxis. Durch Berechnung der Anzahl der negativen Reaktionen in Prozenten der gesamten Antwortreaktionen, die er bei Beleuchtung mit einer horizontal wirkenden Lichtquelle erhält, stellt er fest, daß *Oniscus* entschieden negativ phototaktisch ist und zwar ganz gleich, welchen Winkel mit der Lichtrichtung die Anfangsstellung des Tieres bildet. *Porcellio* erweist sich als „weniger beständig negativ". Entschieden scheint Abbot die Frage nach dem Bildsehen (vision) der Asseln durch 1. die Einfachheit des zusammengesetzten Auges der Asseln, 2. ihr beständiges Leben im Dunkeln und 3. den dauernden Gebrauch der Antennen bei einem in Bewegung befindlichen Tier, der jedem Beobachter deutlich macht, daß es sich hier um ein Tier handelt, das die Antennen benutzt, um die Natur seiner Umgebung zu prüfen, „ähnlich wie ein blinder Mensch durch Berührung der Gegenstände mit den Fingerspitzen oder durch Benutzung eines Stockes beim Gehen den Tastsinn als Ersatz für den Gesichtssinn gebraucht." Der entscheidende Versuch, nämlich die Beobachtung völlig geblendeter Tiere, denen die Antennen belassen sind, und ungeblendeter Tiere, denen man die Antennen genommen hat, wurde von Torrey und Hays (1914) gemacht. Geblendet, und nur im Besitz der Antennen, vermeidet das Tier jedes Hindernis mit der Leichtigkeit normaler Tiere. Ohne Antennen weicht ein sehendes Tier einem Hindernis in seinem Weg nicht aus, sondern stößt mit dem Kopf daran.

Hartline (1923, referiert von O. Koehler in „Berichte über die gesamte Physiologie" Bd. 25 (1924) S. 34) hat festgestellt, daß für sehr schwache Lichter eine zahlenmäßige Beziehung besteht zwischen der Lichtintensität und der Größe des Winkels, um den ein senkrecht zur Lichtrichtung abgelassener negativer *Oniscus* aus dieser Richtung abgelenkt wird. Leider war diese Arbeit mir im Original nicht zugänglich.

Nach diesen Mitteilungen ist zu erwarten, daß bei den Asseln eine sehr einfache und primitive Orientierungsweise vorliegt; ihrer reflexphysiologischen Analyse soll die vorliegende Arbeit dienen. — Ich danke Herrn Prof. KÜHN für die Anregung zu dieser Arbeit und für die ständige Förderung der Untersuchungen, sowie den Herren Dr. KUHN, Dr. KRÖNING und Dr. HENKE für zahlreiche Unterstützungen.

Allgemeine Vorbemerkungen.

Die Tiere, welche das Material der vorliegenden Untersuchungen bildeten, wurden während der Monate Mai bis Oktober an verschiedenen Stellen Göttingens unter Steinen und Holzstücken gesammelt. Ich bewahrte sie in großen Glasgefäßen, die halb mit Humus, Holz und Steinen von der Sammelstelle gefüllt waren, im Dunkelzimmer des zoologischen Instituts auf, ohne sie besonders zu füttern. Der Inhalt der Gefäße wurde feucht gehalten. Ebenso wurden die kleinen mit schwarzem Papier umklebten Einzelgläser beschickt, in denen die Tiere gehalten wurden, die zur Verwendung in den Experimenten bestimmt waren. Die Tiere hielten sich so den ganzen Winter durch.

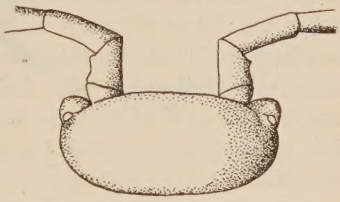

Abb. 1. *Trichoniscus riparius*, Kopf von oben.

Folgende *Arten*, nach DAHL (1916) bestimmt, wurden verwandt: *Cylisticus convexus*, *Oniscus asellus*, *Porcellio scaber*, *Trichoniscus riparius* und *Armadillidium cinereum*.

Unter den Landasseln gibt es nach DAHL 1. solche Formen, die gar keine Augen besitzen, 2. solche, bei denen die Augen aus 1—3 Ocellen zusammengesetzt sind und 3. solche, deren Augen aus vielen Ocellen bestehen. In den vorliegenden Untersuchungen wurden augenlose Tiere gar nicht berücksichtigt, zur zweiten der eben genannten Gruppen gehört *Trichoniscus riparius* (Abb. 1), zur dritten Gruppe sämtliche andere in dieser Arbeit verwendeten Arten.

Nach dem grundlegenden Werk von GRENACHER (1879) sind die Augen der Isopoden als *Facettenaugen* anzusehen und nicht als Anhäufungen von Ocellen, da die Einzelaugen den für ein Ommatidium eines Komplexauges typischen Bau zeigen. Eigene Schnitte durch das Auge von *Oniscus* und *Armadillidium* konnten nur die Angaben GRENACHERS bestätigen.

Die Abb. 2 soll die *Stellung der Augen* bei *Clysticus* veranschaulichen. Es wurden Köpfe in verschiedenen Lagen in Canadabalsam eingebettet und mit dem ABBEschen Zeichenapparat gezeichnet. Die Abb. 2a zeigt den Kopf von oben. Die Ommatidien, meist 22, liegen kreisförmig ausgebildet in Abständen voneinander in vier Längsreihen angeordnet,

in einer schildförmigen Pigmentanhäufung zu beiden Seiten der Kopfplatte. In Abb. 2 b ist der Kopf von vorn gesehen. Die Augen werden nach vorn überragt von einem schräg nach oben stehenden Fortsatz der Kopfplatte. In Abb. 2 c, einer Ansicht schräg von oben und hinten

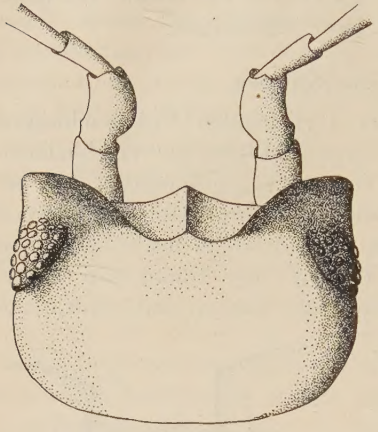

Abb. 2a.

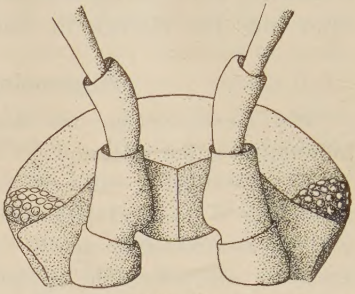

Abb. 2b.

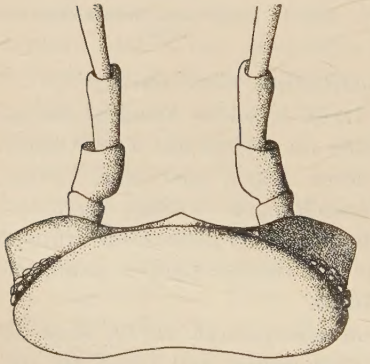

Abb. 2c.

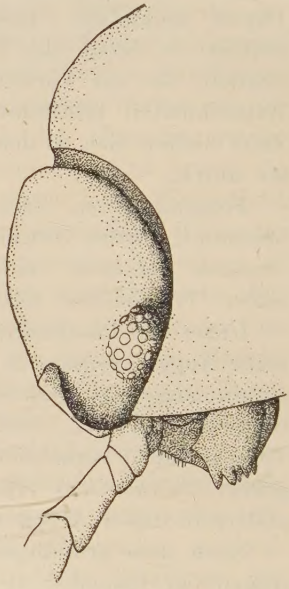

Abb. 2d.

Abb. 2. *Cylisticus convexus*, Kopf. a) Ansicht von oben, b) von vorn, c) von schräg oben und hinten, d) von der linken Seite.

auf die Kopfplatte, sieht man nur die inneren beiden Facettenreihen. Auch diese würden vor der Wölbung der Kopfplatte nach vorn verschwinden, wenn man sich den Kopf noch etwas weiter nach vorn geneigt denkt. Außer in der Ansicht von oben wird die größte Anzahl Ommatidien in einer Seitenansicht des Kopfes (Abb. 2 *d*) sichtbar. Daraus geht hervor, daß *das Auge von oben und von der Seite das meiste*

Licht empfängt. Die Wölbung des Kopfes bedingt es, daß *von einer Seite einfallendes Licht das Auge der gegenüberliegenden Seite nicht trifft,* und daß *bei Beleuchtung von hinten kein Licht in die Augen fällt.*

Die meisten der in folgendem beschriebenen *Versuche* wurden bei künstlichem Licht im Dunkelzimmer vorgenommen. Als Lichtquellen dienten zunächst mattierte 25-kerzige Glühbirnen, später, als zwei Bogenlampen zur Verfügung standen, auch diese. Die Tiere wurden auf einem Tisch (70 auf 100 cm) beobachtet, über dem in 40 cm Abstand und an dessen vier Seiten in Tischhöhe je eine Glühbirne angebracht war, um die Tiere aus jeder Richtung beleuchten zu können. Zur Aufnahme der Kriechspuren wurde der Tisch mit einem Stück berußten Glanzkartons bedeckt. Mit dem Pantographen wurden die Spurbilder verkleinert. Um die Tiere dem Licht auszusetzen, ohne jedoch durch gleichzeitige Berührung den Versuch zu komplizieren, wurde das Tier jedesmal vor Anfang eines Versuches einige Minuten lang mit einer mit schwarzem Papier umklebten Glasschale (Durchmesser = 5 cm) bedeckt und durch Hochheben der Schale dem Licht ausgesetzt. Damit die Tiere während der Versuche, beim Wegnehmen vom Tisch und beim Daraufbringen, nicht durch die Berührung mit der Hand oder einer Pincette litten, ließ ich sie auf einen schmalen Pappstreifen kriechen, mit dem sie sich leicht transportieren ließen. Um die Tiere auf dem Objekttisch des Binoculars während der Blendung der Augen bewegungslos zu halten, bewährte sich die von H. Müller (1924) angegebene Methode des vollständigen Einhüllens in Plastilin, so daß nur der Kopf freibleibt. Zum Blenden wurde teils Paraffin mit Ruß vermischt, das warm mit einer Nadel in Tropfen aufgetragen wurde, teils Asphaltlack verwandt. Die Blendung einzelner Teile des Auges ließ sich besser mit Asphaltlack ausführen; deshalb wurde später nur dieser verwendet. Um die Blendkappe völlig lichtdicht zu machen, war es nötig, den Lack in kurzen Pausen, während derer er antrocknen konnte, mehrmals hintereinander auf das Auge zu bringen. Dann hielt sich die Blendkappe tagelang gut, ohne Risse zu bekommen. Daß die Tiere durch die Blendung nicht geschädigt wurden, geht daraus hervor, daß sie danach noch monatelang am Leben blieben.

Die Versuche.

Wir unterscheiden nach dem Vorbild früherer Forscher (Engelmann 1882, Loeb 1894) folgende Wirkungen des Lichts: 1. Auslösung von Bewegung überhaupt (Photokinese) und 2. Beeinflussung der Stellung, die das Tier im Raum einnimmt (Phototaxis). Bei der Phototaxis werden zwei Arten von Reaktionen getrennt: die Unterschiedsreaktion (Photophobie) und echte Einstellungsreaktionen (Photoorientierung).

Photokinese, Photophobie und Photoorientierung werden bei Landasseln beobachtet; die letztere erweist sich als Tropotaxis (Kühn 1919, 1926).

I. Photokinese.

Schon die Beobachtung, daß beim Hochheben eines Steines, unter dem sich Asseln befinden, die Tiere sich in Bewegung setzen und erst wieder zur Ruhe kommen, wenn sie ein dunkles Versteck erreicht haben, macht es wahrscheinlich, daß es das Licht ist, das die Bewegung verursacht. Der Versuch zeigt deutlich, daß allein durch das Licht und nicht, wie man auch annehmen könnte, durch die Erschütterung die Tiere zur Bewegung gebracht werden. Ein Tier wird in einiger Entfernung von einer Glühbirne — um die Wärmewirkung auszuschalten — während einiger Minuten unter der lichtdichten Schale belassen, so daß man annehmen kann, daß es zur Ruhe gekommen ist. Hebt man nun die Schale hoch und ist dann die Stellung des Tieres so, daß seine Augen vom Licht getroffen werden, so beobachtet man folgendes: Zunächst treten die Fühler in Bewegung, sie werden hin- und hergeschwungen und schließlich stärker nach der vom Licht abgewandten Seite bewegt; dann setzt sich das Tier nach dieser Seite hin in Bewegung.

II. Phototaxis.

A. Umstimmbarkeit des Sinnes der Phototaxis.

Negative Phototaxis der Landasseln ist aus der täglichen Erfahrung bekannt und experimentell von Cole (1906) und Hartline (1923) an *Oniscus* festgestellt. Daß bei den Landisopoden auch positive Reaktionen vorkommen, geht aus der Arbeit von Abbot hervor. Bei seinen Versuchen mit *Oniscus* fand er ein Individuum, das sich in den ersten 4 Tagen positiv verhielt, d. h. zur Lichtquelle hinbewegte, während es in der folgenden Zeit nur ebenso typisch negative Reaktionen zeigte, wie alle anderen untersuchten Individuen der Gattung *Oniscus*. Da alle Tiere unter denselben Bedingungen standen, konnte der Grund für dieses Verhalten nicht angegeben werden.

Abbot untersuchte, ob das Verhalten der Asseln dem Licht gegenüber durch Veränderungen der Umwelt modifizierbar ist. Er stellte fest, daß *Oniscus* und *Porcellio* auf alle Intensitäten in einer Abstufung von 100—0,01 C.M. gleich antworten. Bei *Oniscus* war die Reaktion die gleiche, wenn das Tier vorher starkem Licht oder Dunkelheit ausgesetzt war, und ebenso, wenn es sich vorher in einem Maximum oder Minimum von Feuchtigkeit befunden hatte. *Porcellio* war weniger negativ, sondern indifferent, nachdem es im Trocknen gehalten wurde, und einige Individuen dieser Gattung (3 von 5 geprüften) erwiesen sich als positiv, nachdem sie starkem Licht ausgesetzt waren. Aus diesen Ergebnissen schließt Abbot auf die Möglichkeit einer Umstimmung der

negativen Phototaxis bei Landasseln zu positivem Verhalten durch Aufenthalt im Hellen.

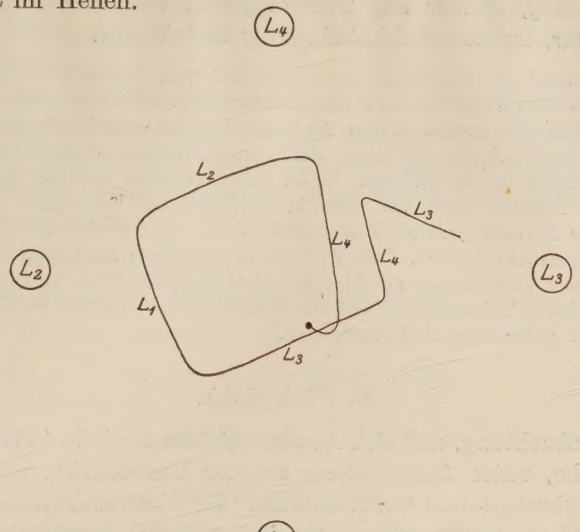

Abb. 3. *Oniscus*. Spur eines positiv phototaktischen Tieres beim Wechsel der 4 Lichter L_1—L_4. Neben die Spur ist jeweils geschrieben, bei welchem Licht der Spurabschnitt gelaufen wurde.

Die *Umstimmungsmöglichkeit der Phototaxis* bei Asseln wird durch meine Versuche bestätigt. Im Verlauf der Experimente fanden sich 3 *Oniscus*, 2 *Porcellio* und 1 *Cylisticus*, die sich positiv verhielten. Abb. 3 gibt die Spur eines solchen positiven Tieres (*Oniscus*) nach $^3/_4$-stündigem Dunkelaufenthalt wieder. Beim Wechsel der im rechten Winkel zueinander stehenden Lichter ändert auch das Tier seine Bewegungsrichtung um annähernd 90°. Hier blieb die Ursache des positiven Verhaltens unbekannt.

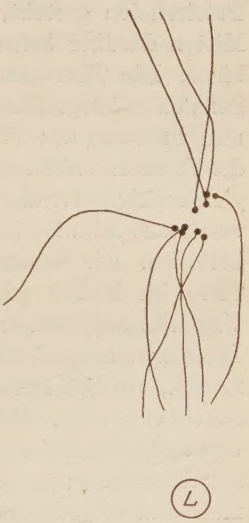

Abb. 4. *Armadillidium*, Umstimmung. L = Lichtquelle (Glühbirne); die ersten 3 Spuren negativ, die folgenden positiv.

Hingegen zeigten alle Versuche mit *Armadillidium* (39 Individuen) dasselbe, was Abbot an 3 Exemplaren von *Porcellio* auffiel: eine *Umstimmung von negativer zu positiver Phototaxis nach Aufenthalt im Hellen* oder was hier dasselbe bedeutet, bei wiederholten Versuchen, die nicht durch einen längeren Dunkelaufenthalt voneinander getrennt waren. Abb. 4 zeigt, wie die ersten drei Spuren vom Licht wegführen, die folgenden zum Licht hin. Nach

Dunkelaufenthalt erfolgte die Rückkehr zur negativen Reaktionsweise. *Die Belichtung, welcher das Tier ausgesetzt war, stellt also einen der Faktoren dar, welche die Lichtstimmung beeinflussen.*

Abbot setzt die Umstimmungsmöglichkeit von *Porcellio* — im Gegensatz zu *Oniscus* — in Beziehung zu dem anatomischen Befund, daß bei *Porcellio* die Außenäste der beiden ersten Abdominalbeinpaare zu Lungensäcken umgewandelt sind, bei *Oniscus* aber nicht, was *Porcellio* ermöglicht, trockenere Plätze zu bewohnen als *Oniscus*. Es ist beachtenswert und eine Stütze für die Vermutung Abbots, daß von den in vorliegenden Versuchen verwendeten Arten außer *Porcellio* nur noch *Armadillidium*, bei der sich die Umstimmung zeigte, Lungensäcke besitzt. Das Vorhandensein dieser Luftkammern, dazu die Fähigkeit, sich vollkommen zu einer Kugel einzurollen, und ein (nach Herold) besonders dicker Chitinpanzer läßt *Armadillidium* als die am wenigsten an die Feuchtigkeit gebundene Art erscheinen.

B. Photophobie.

Die Beobachtung, daß sich Asseln meist an dunkeln Orten befinden, legt es nahe, unter Ausschaltung anderer Umweltfaktoren, Feuchtigkeits-, Berührungs- und Geruchsreizen, ihre *Unterschiedsempfindlichkeit* für hell und dunkel zu prüfen. Zu diesem Zweck wurde ein Verfahren angewandt, das seit Graber (1884) allgemein üblich ist. Auf eine Glasplatte, die mit feuchtem Fließpapier bedeckt ist, werden im Kreis fünf Petrischalen gestellt, die halb mit schwarzem Papier überklebt sind. Mitten darüber befindet sich in 40 cm Abstand eine 25-kerzige Glühbirne. Ein Thermometer liegt während des Versuchs in der Mitte der Schalen auf dem Fließpapier. Durch Ablesen der Temperatur zu Anfang und zu Ende des Versuches wird festgestellt, daß sich diese während des Versuches nicht geändert hat. Fünf Tiere (*Oniscus*) werden möglichst gleichzeitig unter die unverklebten Hälften der Schalen gesetzt, und nun werden 30 Minuten lang jede Minute die Tiere gezählt, die sich im Hellen befinden. Die Summe der 30 Zahlen ist die Anzahl der Fälle, in denen Tiere im Hellen gesehen wurden. Es seien hier die Zahlen dreier Versuche angegeben: I. 51, II. 37, III. 41. Es befanden sich also in Prozenten ausgedrückt im I. Fall 34 vH., im II. 25 vH. und im III. 27 vH., also im Mittel 29 vH. der Tiere im Hellen. Unmittelbare Beobachtung zeigt, daß in vielen Fällen an der Hell-Dunkelgrenze eine *Unterschiedsreaktion* stattfindet. Meist laufen die Tiere am Rand der Schale entlang; an der Hell-Dunkelgrenze angekommen stutzen sie oftmals und biegen bisweilen nach dem Innern der Schale zu ab und gelangen auf diese Weise wieder ins Dunkle. Bei Tieren, die nicht am Rand der Schale, sondern in der Mitte an die Hell-Dunkelgrenze kommen, wird weniger häufig eine Reaktion beobachtet; eine Bestätigung des Befundes von H. Müller (1924) „daß unter Umständen die Reaktion auf einen Reiz deutlicher auftritt, wenn dem Tier gleichzeitig Berührungs-

reize geboten werden.“ Im Dunkeln kommen die Tiere häufig zur Ruhe, im Hellen laufen sie lebhaft umher. So werden die obigen Zahlen durch die Unterschiedsreaktion und die photokinetische Wirkung der Belichtung erklärt.

Nimmt man zu dem eben beschriebenen Versuch nicht *Oniscus*, sondern *Armadillidium*, so sind je nach den Beleuchtungsverhältnissen, in denen die Tiere sich vor Beginn des Versuches befanden, die Resultate verschieden. Folgende Zahlen in Prozenten ausgedrückt, mögen das veranschaulichen:

nach Dunkelaufenthalt:

unter der Glühbirne 37, 29, 23 im Mittel 29 vH.,

nach 10 Min. Aufenthalt im Bogenlicht:

im Bogenlicht	61, 64, 61	im Mittel	62 vH.
unter der Glühbirne	63, 62, 65	„ „	63 „
im Tageslicht	71, 83, 78	„ „	77 „

C. Phototropotaxis.

Der nun folgende Hauptteil unserer Untersuchung ist der Analyse der Reaktionsweise des Tieres gegen gerichtetes Licht gewidmet. Es wurden jeweils zunächst ungeblendete, dann völlig und zuletzt teilweise geblendete Tiere betrachtet und zwar jedesmal im Dunkeln, im vertikal und im horizontal wirkenden Licht. In letzterem Fall wird das Tier zunächst bei einem, dann unter der Einwirkung von zwei Lichtern beobachtet, bei gleicher und bei verschiedener Intensität dieser Lichter.

In den Abbildungen ist der Anfang einer Spur durch einen schwarzen Kreis gekennzeichnet; Pfeile neben den Linien geben die Lichtrichtung an; die im Dunkeln gelaufenen Spuren sind punktiert gezeichnet.

1. Negativ reagierende Tiere.

a) Ungeblendete Tiere.

Nicht in Übereinstimmung mit der von v. Buddenbrock (1917, S. 6) wiedergegebenen Dunkelspur einer Assel, die eine Spirale darstellt, wichen alle in meinen Versuchen erhaltenen *Dunkelspuren unverletzter Tiere in ihrer allgemeinen Richtung nicht wesentlich von einer Geraden ab.* Die Spuren 1—4 von *Armadillidium* in Abb. 5 a lassen nur kleine Krümmungen nach rechts und links erkennen, die auf spontane Bewegungen zurückzuführen sind. Abb. 5 b zeigt, wie ein *Oniscus* seinen Weg im Dunkeln fortsetzt, der bei Beleuchtung von hinten begonnen wurde.

Wenn sich, wie es ziemlich häufig geschah, beim Kriechen im Dunkeln solche „verschnörkelte, meist mehrfach in sich zurücklaufende Kurven“ (v. Buddenbrock) ergaben, so ließ sich immer feststellen,

worauf diese Tendenz zur Manegebewegung (s. Anfang der Spuren in Abb. 5 c) zurückzuführen war: Verletzung oder völliges Fehlen eines Fühlers oder ebenso einer oder mehrerer Beine der einen Körperseite machen es dem Tier unmöglich, im Dunkeln die gerade Richtung ein-

Abb. 5b.

Abb. 5c. Abb. 5a.

Abb. 5. Dunkelspuren (punktiert) und Hellspuren (ausgezogen) verschiedener Asseln. a) *Armadillidium*; Spur 1—4 im Dunkeln, 5—8 bei Oberlicht. b) *Oniscus*; anfangs von hinten beleuchtet, dann im Dunkeln weiterkriechend. c) *Cylisticus* mit links verletztem Fühler; anfangs im Dunkeln, dann bei Oberlicht.

zuhalten, sondern lassen es dauernd im gleichen Sinne aus dieser abweichen. Liegt aber eine solche durch Verletzung hervorgerufene Asymmetrie nicht vor, so ist schon durch den Bau des Tieres, den Bewegungsmechanismus der nahe der Körpermitte in zwei parallelen Reihen ansetzenden Hebelarme der Beine, der im allgemeinen geradlinige Lauf garantiert[1]). Es ist also der Satz, den v. Buddenbrock

[1]) Siehe auch die Betrachtung H. Müllers (1924) über *Julus*.

ausspricht: „Die Tiere, die mit einem höher entwickelten, zu gerichtetem Sehen befähigten Auge versehen sind, bedürfen zu ihrer geradlinigen Vorwärtsbewegung des Lichtes, ohne dieses laufen sie in Kreisen, Spiralen und ähnlichen Figuren," nicht in dieser Allgemeinheit festzuhalten.

Vergleicht man nun mit den Dunkelspuren diejenigen, die das Tier beim Kriechen während der *Beleuchtung von oben* zurückläßt (Abb. 5 a, 5—8), so fällt auf, daß alle kleinen Krümmungen, wie sie die Dunkel-

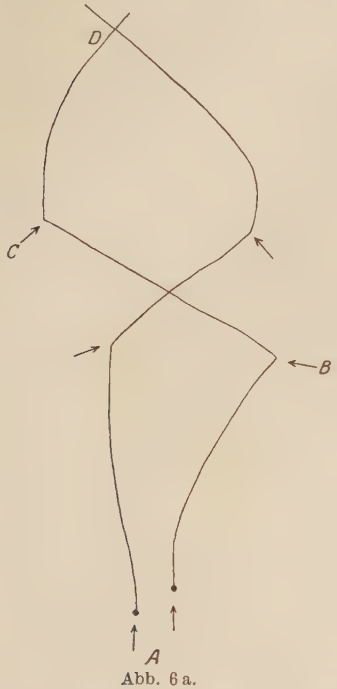

Abb. 6 a.

Abb. 6 b.

Abb. 6. Spuren negativer Tiere bei horizontaler Beleuchtung. a) *Oniscus*; b) *Armidillidium*.

spuren zeigen, fortgefallen sind; wir haben annähernd gerade Linien vor uns. Nicht nur bei normalen Tieren findet durch Beleuchtung von oben eine Streckung des Laufes statt, sondern auch bei den Tieren, die aus vorher erwähnten Gründen im Dunkeln in Kreisen laufen. Das geht aus Abb. 5 c hervor.

Das Verhalten des Tieres in *horizontal wirkendem Licht* wird am besten klar, wenn man zunächst die Wirkung *einseitiger Beleuchtung* betrachtet. Das von einer Seite beleuchtete Tier wendet sich nach der anderen Seite. Abb. 6 a zeigt, wie das von *A* kommende Tier in *B* von rechts beleuchtet wird. Es findet eine scharfe Wendung nach links statt; ebenso bei *C* eine Wendung nach rechts auf Beleuchtung

von links. Jedesmal stellt sich das Tier bei einem neu auftretenden Lichtreiz so ein, daß es die Lichtquelle im Rücken hat. Daraus ist schon ersichtlich, daß auf Beleuchtung von hinten — von *B*—*C* und von *C*—*D* — keine Reaktion erfolgt. Das Tier befindet sich in dieser

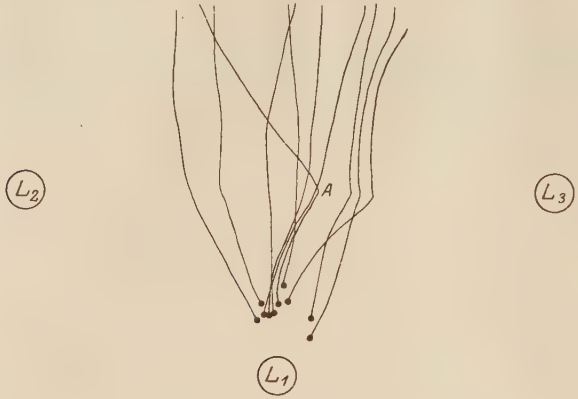

Abb. 7a.

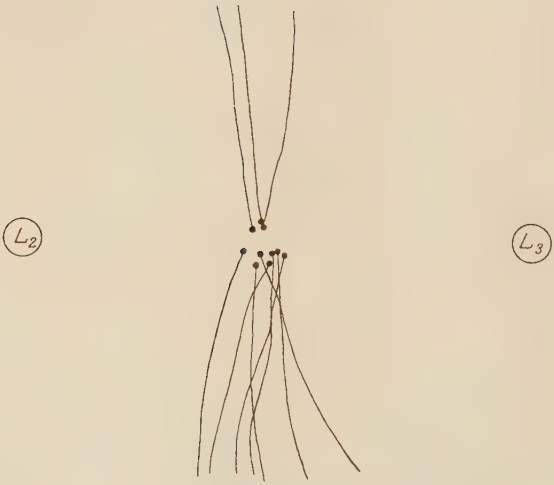

Abb. 7b.

Abb. 7. Spuren unter der Wirkung von 2 Lichtern (Glühlampen). a) *Cylisticus*, Beleuchtung anfangs mit L_1, nach Erreichung der Linie L_2—L_3 nur noch mit L_2 und L_3, bei A mit L_3 allein. b) *Armadillidium*, negativ, Beginn des Laufs zwischen L_2 und L_3.

Lage dem Licht gegenüber in einem indifferenten Zustande, da es bei der Stellung seiner Augen in diesem Fall keinen Lichtreiz erfährt. Aus diesem Grunde spricht H. Müller, der bei *Julus* ganz das gleiche Verhalten feststellte, davon, daß das Tier sich in einem *Indifferenzfeld* befindet, *das durch den Bau des Tieres und die Lichtrichtung bestimmt*

wird. Aus der Beobachtung der Wendung des Tieres nach der entgegengesetzten Seite bei seitlicher Beleuchtung geht hervor, daß bei Beleuchtung von hinten spontane Bewegungen nach rechts und links unterdrückt werden müssen; denn jede Ablenkung des Kopfes aus der Lichtrichtung hat die Beleuchtung eines Auges zur Folge. So wird das Tier gewissermaßen in dem Indifferenzfeld gefangen gehalten, das sich in der Lichtrichtung erstreckt und in dem es sich reizfrei bewegt.

Bei *Beleuchtung von vorn* ist nicht vorauszusagen, wie sich das Tier verhalten wird. Da beide Augen in gleicher Weise vom Licht getroffen werden, könnte man annehmen, daß das Tier, in seiner bisherigen Bewegungsrichtung verharrend, dem Licht entgegenliefe. Dies geschieht aber nicht; Abb. 6 b zeigt zwei Spuren eines von links kommenden Tieres, das nachher von vorn beleuchtet wird. Es wendet sich in einem Fall scharf nach rechts, im anderen nach links, so daß es schließlich wieder das Licht im Rücken hat. Bei Beleuchtung von vorn befindet sich das negativ phototaktische Tier in der „verkehrten Symmetrielage" (Kühn 1919). Durch eine Unterschiedsreaktion im Augenblick der Belichtung von vorn wird das Tier in eine Schieflage zum Licht gebracht, aus der durch eine Wendereaktion, wie wir oben gesehen haben, die Rückkehr in die orientierte Lage erfolgt.

Bei gleichstarker Beleuchtung von beiden Seiten bewegt sich das Tier senkrecht zur Verbindungslinie der beiden Lichter. In Abb. 7 *a* ist ersichtlich, wie ein von L_1 kommendes Tier im Augenblick des Passierens der Linie L_2 L_3 durch diese beiden Lichter von beiden Seiten beleuchtet wird. Nur in einem Fall, bei A, wird L_3 allein eingeschaltet, und es findet die Wendung vom Licht weg statt. Bewegt das Tier sich schon vor Einschaltung der beiden Lichter in dieser Richtung, so findet, wie aus den Spuren ersichtlich, beim Auftreten des Lichtreizes auf beiden Seiten überhaupt keine Reaktion statt, die bisherige Richtung wird beibehalten. Abb. 7 b zeigt, wie sich die Tiere verhalten, wenn sie von Anfang an von zwei Seiten beleuchtet werden.

Um ein Tier unter der *Einwirkung zweier Lichter verschiedener Stärke* zu beobachten, erwies es sich nach verschiedenen anderen Versuchen am geeignetsten, es dem Lichte zweier Bogenlampen auszusetzen, bei denen durch Vorsatz von Kühlküvetten die Wärmewirkung ausgeschaltet war. Die Lampen wurden *rechtwinklig zueinander* aufgestellt und zwar in solcher Entfernung vom Versuchstisch, daß an der Stelle, wo sich auf diesem ihre Strahlenkegel kreuzten, die von beiden erzeugte Beleuchtungsstärke die gleiche war, wie mit Hilfe eines Photometers zu Anfang der Versuche festgestellt wurde. Nach dem mit zwei Glühlampen erhaltenen Resultat war anzunehmen, daß die Tiere in dem durch die beiden Lampen A und B von zwei Seiten *gleich stark* beleuchteten Feld (Abb. 8) des Versuchstisches *in der Diagonalen* laufen

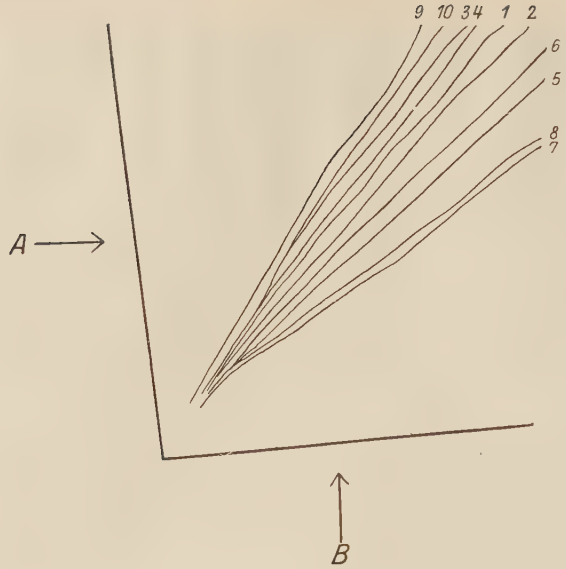

Abb. 8a.

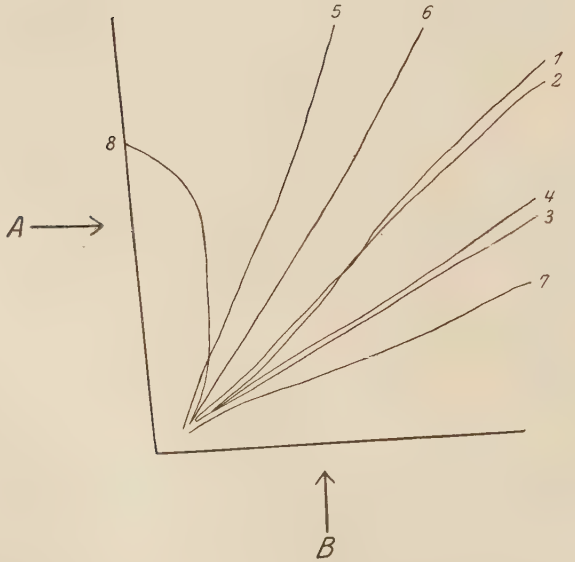

Abb. 8b.

Abb. 8. *Cylisticus* in einem Lichtfeld, in dem sich die Lichter von 2 Bogenlampen (A und B) kreuzen, bei gleicher und verschiedener Intensität, Zahlen = Nummern der Läufe; im folgenden bezeichnen die Indexzahlen neben A und B die Nummern der Lichtsiebe (vgl. S. 127); O = kein Lichtsieb; Versuchsfeld a: 1 und 2 A_o B_o, 3 und 4 A_4 B_o, 5 und 6 B_4 A_o, 7 und 8 B_5 A_o, 9 und 10 A_8 B_o. Versuchsfeld b: 1 und 2 A_o B_o, 3 und 4 B_6 A_o, 5 und 6 A_6 B_o, 7 A_o allein, 8 B_o allein.

würden, was auch annähernd erfolgte, wie die Spuren 1 und 2 in Abb. 8 a und *b* veranschaulichen. Indem in den Strahlengang Siebblenden eingeschaltet wurden, Lichtsiebe, die photometrisch bestimmte Prozente der auffallenden Lichtmenge zurückhalten, konnte die Intensität jeder der beiden Lampen herabgesetzt werden. Lichtsieb Nr. 2 mindert die Intensität der Lampe auf 38 vH. herab, Nr. 4 auf 20 vH., Nr. 6 auf 9,6 vH., Nr. 8 auf 4,6 vH. und Nr. 10 auf 1,9 vH. In Abb. 8 a und b sind die Spuren eines Tieres bei gleicher und bei verschieden starker Beleuchtung der beiden Seiten wiedergegeben. Die Indexzahlen bei *A* und *B* bedeuten die Nummern der vorgeschalteten Lichtsiebe, *O* bedeutet kein Lichtsieb. Es ist deutlich, daß sich bei einer *verschieden starken Beleuchtung beider Körperseiten* das Tier nicht mehr in der Diagonalen einstellt wie bei gleichstarker Beleuchtung, sondern sein Lauf von dieser *nach der Seite des schwächeren Lichtes abweicht.*

Dieses Ergebnis stimmt überein mit den zahlreichen Beobachtungen, die unter entsprechenden Versuchsbedingungen an einer Anzahl von negativ phototaktischen Organismen gemacht wurden (vgl. Mast 1911), insbesondere auch mit den Befunden von Hartline (1923), die ich leider nicht im Original einsehen konnte.

b) Völlig geblendete Tiere.

Zu einem tieferen Verständnis des Mechanismus der phototaktischen Reaktionen, als es allein die Beobachtung normaler Tiere gewährt, führt die teilweise Ausschaltung der Eintrittspforten für den Reiz durch *Blendung*[1]).

Es galt, zunächst völlig geblendete Tiere zu beobachten, um zu entscheiden, ob außer den Augen vielleicht noch ein über den ganzen Körper verbreiteter *Hautlichtsinn*, wie ihn Banta bei dem augenlosen Isopoden *Caecidotea* gefunden hat und Kaulbersz für *Asellus aquaticus* angibt, bei dem Verhalten der Tiere dem Licht gegenüber beteiligt ist. Abb. 9 zeigt in 1 und 3 die Spuren zweier völlig geblendeter Tiere im Dunkeln. Sie zeigen eine Manegebewegung, die, wie wir später bei den Versuchen mit einseitig geblendeten Tieren sehen werden, auf die mechanische Reizwirkung der Blendkappe zurückzuführen ist, die hier auf der einen Seite überwiegt. Auf seitliche Belichtung findet keine Ablenkung nach der anderen Seite statt; das geht aus Spur 4 und 5 hervor, in 5 bleibt vielmehr die schon im Dunkeln aufgetretene Neigung nach links trotz Belichtung von dieser Seite bestehen. Spur 1 und 2 zeigen, wie ein völlig geblendetes Tier, das im Dunkeln in Kreisen läuft, auch bei Beleuchtung von *L* aus sein Verhalten nicht ändert. Damit

[1]) Leider gelang es nicht, *Trichoniscus* zu blenden. Die Tiere sind zu klein und zart, um das Einhüllen in Plastilin zu überstehen, und es fand sich keine andere Methode, die Tiere zum Zweck der Blendung festzulegen.

ist bewiesen, 1. daß die Tiere *keinen Hautlichtsinn* besitzen oder dieser auf die verwendeten Intensitäten nicht anspricht, und 2. daß durch die Blendung wirklich jede Einwirkung des Lichtes auf die Augen ausgeschaltet ist, da keine Beziehung zwischen der Lichtrichtung und der Bewegungsrichtung des Tieres festzustellen ist.

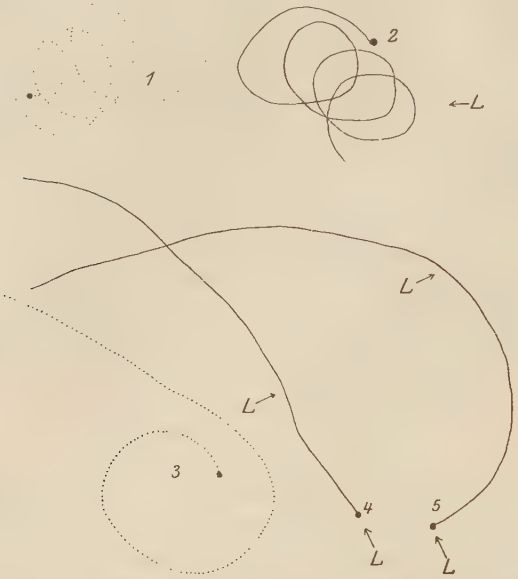

Abb. 9. *Porcellio* völlig geblendete Tiere; Spur 1 und 3 im Dunkeln, 2, 4 und 5 bei Beleuchtung von L aus.

c) Teilweise geblendete Tiere.

α) Ein Auge völlig geblendet.

Über Versuche mit *völliger Blendung eines Auges* bei Arthropoden liegt eine große Anzahl von Beobachtungen vor. Einen Überblick darüber finden wir außer bei Radl (1903) in einer neueren Arbeit aus der Mastschen Schule, bei Dolley (1916). Dolley weist auf den geringen Wert der meisten älteren Angaben hin, der sich daraus ergibt, daß in ihnen nicht scharf unterschieden wurde zwischen dem Verhalten des einseitig geblendeten Tieres bei horizontaler Beleuchtung mit einer Lichtquelle und in diffusem Licht, bei Oberbeleuchtung oder im Tageslicht. Es sei hier noch hinzugefügt, daß auch das Fehlen jeglicher Beobachtung der einseitig geblendeten Tiere im Dunkeln uns allen bisherigen Versuchsergebnissen gegenüber skeptisch machen muß. Es hat sich nämlich bei den vorliegenden Versuchen, wie auch bei Dolleys an *Vanessa* und bei denen H. Müllers an *Julus*, gezeigt, daß Fälle vorkommen, in denen dasselbe Tier, das vor der Blendung im Dunkeln geradlinige Spuren

hinterläßt, nachdem es einseitig geblendet wurde, im Dunkeln in Kreisen läuft, was auf eine *Reizwirkung der Blendkappe*, wahrscheinlich auf den Tastsinn, schließen läßt, durch die eine nicht außer acht zu lassende Komplizierung in die Lichtreaktionen gebracht wird. In Abb. 10 zeigt Spur 1 den Lauf eines rechts geblendeten *Cylisticus*, der im Dunkeln einen Kreis nach links beschreibt. Von *A* ab wird das Tier mit Ober-

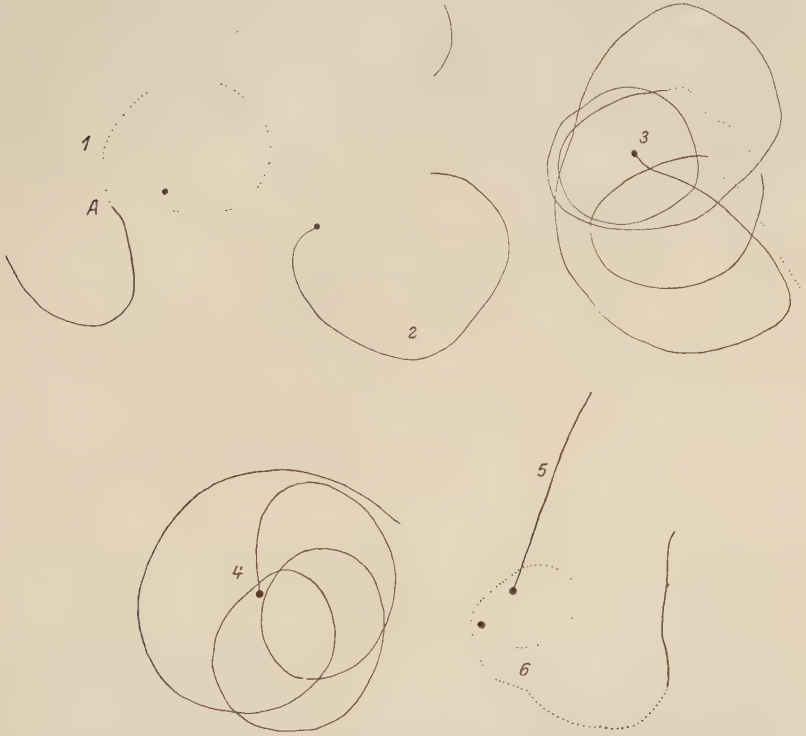

Abb. 10. *Cilisticus*, einseitig geblendet. Spur 1 und 3 rechts geblendetes Tier im Dunkeln und bei Oberlicht. Spur 2 links geblendetes Tier im Dunkeln und bei Oberlicht. Spur 3 rechts geblendetes Tier bei Oberlicht. Spur 5 und 6 rechts geblendetes Tier im Dunkeln und bei Oberlicht.

licht beleuchtet; sofort hört die Kreisbewegung nach links auf, und es setzt eine Wendung nach der entgegengesetzten Seite, also nach der Seite des geblendeten Auges ein. Ebenso weisen die Spuren 3 und 4 die Drehung nach rechts bei Oberlicht nach Blendung des rechten Auges auf; in 3 verläuft die Dunkelspur geradlinig. Spur 2 rührt von einem linksgeblendeten Tier her. Der Anfang der Spur wurde bei Oberlicht gelaufen; er zeigt die Kreisbewegung nach der geblendeten Seite. Bei Ausschaltung des Lichtes (....) hört diese auf, ein Beweis dafür, daß sie allein auf der Wirkung des Lichtes beruhte. Die Spur im Dunkeln ist hier nur kurz, sie führt am Schluß zur Wen-

dung nach rechts, also von der geblendeten Seite fort. Nach Einschaltung des Lichtes setzt wieder die Wendung nach links ein.

Die Wirkung des Lichtes und die der Blendkappe sind also bei den negativ phototaktischen Asseln entgegengesetzt gerichtet. Da in der Mehrzahl der Fälle im Hellen Kreise nach der geblendeten Seite beschrieben werden trotz der Wirkung der Blendkappe, die ja bestehen bleibt, ist zu schließen, daß die *Wirkung des Lichtreizes stärker ist als die des Blendungsreizes.* Daß sich aber die entgegengesetzt wirkenden Reize auch die Wage halten können, zeigen vereinzelt vorkommende im Hellen gerade verlaufende Spuren von einseitig geblendeten Tieren, die sich im Dunkeln in Kreisen bewegen, z. B. Abb. 10, Spur 5 und der letzte Teil von Spur 6.

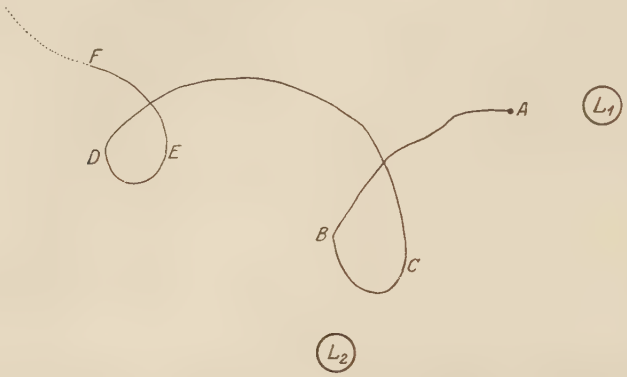

Abb. 11. *Oniscus*, links geblendetes Tier bei horizontaler Beleuchtung. Zuerst Beleuchtung mit L_1, von B ab mit L_2, von F ab Dunkelheit.

Diese Beobachtung bildet eine Parallele zu der von Kühn (1919, S. 28) am Flußkrebs, daß sich die Erregungen zweier verschiedener Sinnesorgane im Gleichgewicht halten können. „Es gelingt, die Statocystenerregung einer schwachen Neigung durch starke Belichtung von der Gegenseite aufzuwiegen, so daß in der Ruhelage die Dorsoventralachse in eine Resultante aus beiden antagonistischen Richtungsreizen fällt."

Es ist beachtenswert, daß bei Asseln die gleiche Antwortreaktion, „Kreisbewegung", auf verschiedene einseitig wirkende Reize hin, nämlich Lichtreiz, Reiz durch die Blendkappe und Reizung infolge Fühlerverletzung, erfolgt.

Das Verhalten des *einseitig geblendeten Tieres bei horizontaler Beleuchtung* mit einer Lichtquelle soll Abb. 11 veranschaulichen. Wir haben es mit einem links geblendeten Tier zu tun. Nachdem der Anfang der Spur bei Beleuchtung von hinten gerade verlaufen ist, wendet sich das Tier immer mehr nach links, der Seite des geblendeten Auges. In *B*

wird es durch L_2 von schräg vorn beleuchtet; es findet eine Wendung nach links statt, die das ungeblendete rechte Auge am Licht vorbeiführt, bis in C das Tier die Lichtquelle wieder im Rücken hat. Von da ab geht der Lauf eine Zeitlang geradlinig; dann erfolgt das allmähliche Abbiegen nach links (C—D). Bei D wird nun wieder wie bei B der vordere Teil des rechten Auges von L_2 aus vom Licht getroffen; es erfolgt die gleiche Wendung, die das ungeblendete Auge am Licht vorbeiführt, bis es bei E wieder im Schatten liegt.

Kommt ein *einseitig geblendetes Tier zwischen zwei Lichtern* an die Grenze des Indifferenzfeldes, das sich nach der Seite des geblendeten Auges ausdehnt, so kommt es zu Kreisbewegungen zwischen den beiden Lichtern; das zeigt Abb. 12. Das links geblendete Tier beginnt hier seinen Lauf zwischen beiden Lichtern. Wir haben gleich am Anfang

Abb. 12. *Oniscus*, links geblendetes Tier zwischen 2 Lichtern; von D ab Dunkelheit.

eine Wendung nach links, bis bei A das ungeblendete Auge im Schatten liegt, worauf das Tier sich eine Strecke geradlinig bewegt. Es gerät dann weiter nach links ins Indifferenzfeld hinein, bis bei B das rechte Auge von L_2 aus vom Licht getroffen wird. Darauf wendet es sich nach links, bis bei C die gleiche Stellung erreicht ist wie bei A, nämlich das ungeblendete Auge nicht mehr vom Licht getroffen wird. Darauf folgt gerader Lauf von C—D, parallel zu A B, dann wieder Wendung nach links usw., bis bei D beide Lichter ausgeschaltet werden.

Wie die Abb. 10, 11 und 12 erkennen lassen, erfolgt *bei jeder Beleuchtung des sehenden Auges des einseitig geblendeten Tieres eine Wendung im selben Sinne, nämlich nach der geblendeten Seite, ganz gleich, ob das Auge von oben, von vorn, von der Seite oder von hinten vom Licht getroffen wird.* Das läßt schon vermuten, daß bei Asseln das Auge als Ganzes wirkt, d. h. *die Reaktion auf Belichtung stets die gleiche ist und nicht von der Lokalisation des Reizes abhängt.* H. Müller (1924) fand bei *Julus*, daß bei Beleuchtung des sehenden Auges des einseitig

geblendeten Tieres von vorn eine Wendung nach der sehenden Seite erfolgte, aber bei Beleuchtung von der Seite und von hinten eine solche nach der geblendeten Seite, während bei Oberlicht gar keine Wendereaktion auftrat, das einseitig geblendete Tier also nicht in Kreisen lief, sondern geradlinig wie das ungeblendete. Er nimmt deshalb eine Teilung des *Julus*-Auges in drei Bezirke an mit gesonderter nervöser Verbindung zu verschiedenen Teilen der Muskulatur. Die Versuchsergebnisse von Taliaferro (1920) ließen auf eine ähnliche Teilung des Auges von *Planaria maculata* in funktionell verschiedene Bezirke schließen. Bei Asseln liegen, wie sich schon aus den bisherigen Experimenten ergibt und wie noch genauer bewiesen werden wird, die Verhältnisse viel einfacher.

β) Ein Auge völlig, das andere teilweise geblendet.

Um zu prüfen, wie sich ein Tier verhält, bei dem nur noch *ein Teil eines Auges Licht empfangen* kann, wurde das eine Auge völlig und vom anderen entweder der vordere oder der hintere Teil verklebt. Abb. 13

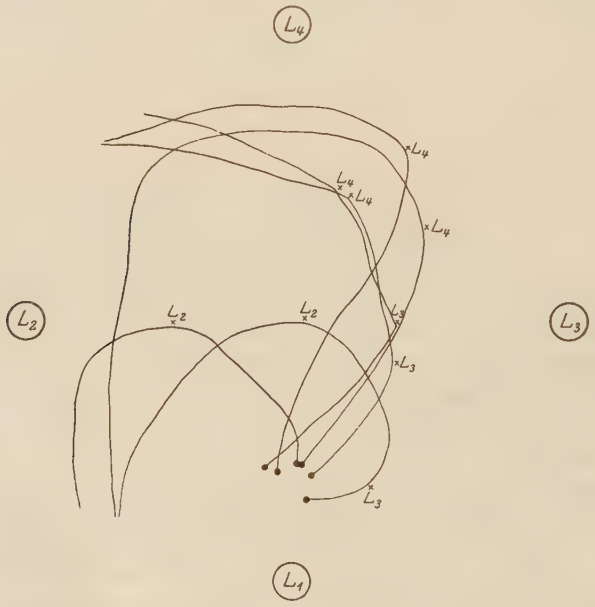

Abb. 13. *Oniscus*, links völlig, rechts hinten geblendetes Tier; zu Anfang jedes Laufs Beleuchtung von L_1 aus, bei × jeweils Umschaltung auf eine neue Lampe.

zeigt die Spuren eines Tieres, das links völlig, rechts halb und zwar hinten verdeckt ist. Es wendet sich bei Beleuchtung des noch *ungeblendeten vorderen* Teiles des rechten Auges immer nach links. In

Abb. 14 sehen wir ein rechts völlig, links halb und zwar hinten geblendetes Tier, das sich immer nach rechts, der Seite des völlig geblendeten Auges wendet. *Die Wendung erfolgt immer im gleichen Sinne, nämlich*

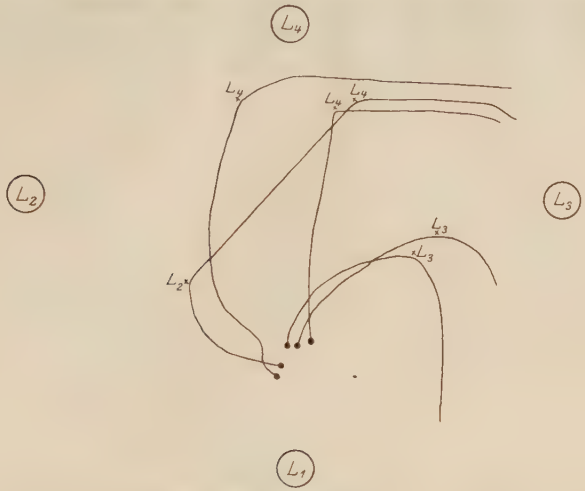

Abb. 14. *Oniscus*, rechts völlig, links hinten geblendetes Tier; zu Anfang jedes Laufs Beleuchtung von L_1 aus, bei × jeweils Umschaltung auf eine andere Lampe.

vom beleuchteten Auge weg. Ein links völlig, rechts hinten geblendetes Tier wird durch Wechsel der vier Lichter zu Kreisbewegungen gezwungen. Auch bei *Oberlicht erfolgen stets Kreisbewegungen nach der völlig geblendeten Seite*, wie aus Abb. 15 hervorgeht, die die Spur eines rechts völlig, links hinten geblendeten Tieres wiedergibt.

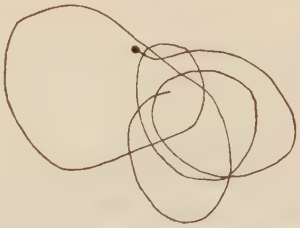

Abb. 15. *Oniscus*, rechts völlig, links hinten geblendetes Tier bei Oberbeleuchtung.

Wenn nur *noch der hintere Teil eines Auges frei* ist, der vordere geblendet, geschieht bei Beleuchtung von seitlich hinten auch wieder die Wendung im gleichen Sinne, bis der noch ungeblendete Teil im Schatten liegt.

γ) Ein Auge teilweise geblendet, das andere unversehrt.

Das Abweichen des ungeblendeten Tieres nach der Seite des schwächeren Lichtes unter der Einwirkung zweier Lichter verschiedener Intensität (s. Abb. 8) und das Abbiegen des einseitig geblendeten Tieres nach der geblendeten Seite zwischen zwei Lichtern legte den Gedanken nahe, *teilweise Blendung auf der einen Seite mit Herabminderung der Lichtintensität auf der anderen zu verbinden*, um vielleicht die Ablenkung, die durch den Ausfall eines Teiles der Ommatidien hervor-

gerufen wird, durch Verminderung der Lichtstärke auf der anderen Seite wieder aufzuheben. Daß dies tatsächlich möglich ist, geht aus Abb. 16 hervor. Spur 1 und 2 am Anfang des Versuches und die Spuren 10—12 am Ende zeigen, wie ein Tier, bei dem nur der vordere Teil des rechten Auges geblendet ist, so daß noch acht nach hinten zu gelegene Facetten frei sind, nicht wie ein ungeblendetes Tier bei gleichstarker Beleuchtung

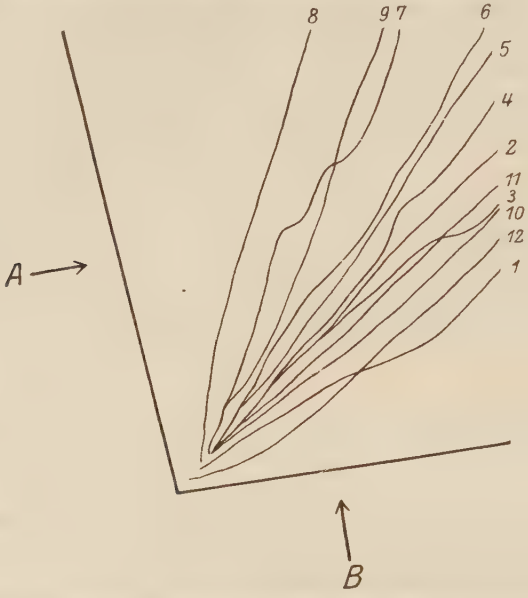

Abb. 16. *Cylisticus*, links unversehrt, rechts vorn geblendet in einem Lichtfeld in dem sich die Lichter von 2 Bogenlampen (A und B) kreuzen. Spur 1, 2, 10 und 12 bei gleicher Intensität beider Lichter, 3—9 bei verminderter Intensität auf der Seite des ungeblendeten Auges: Indexzahlen neben A und B = Nummern der Lichtsiebe (vgl. S. 127): Lauf 3 bis 6 A_4 B_0, Lauf 7 bis 9 A_8 B_0.

von beiden Seiten in der Diagonalen des Lichtfeldes läuft, sondern nach rechts von dieser abweicht. Bei Herabminderung der Lichtintensität auf ein Fünftel (Lichtsieb Nr. 4) auf der Seite des ungeblendeten Auges sind die Spuren 3—6 gelaufen, die deutlich eine Verschiebung nach der Diagonale des Lichtfeldes zeigen. Bei einer weiteren Verminderung der Lichtstärke auf dieser Seite um abermals etwa ein Fünftel (Lichtsieb Nr. 8) erhält man eine Abweichung nach links von der Diagonalen (Spur 7—9).

2. Positiv reagierende Tiere.

a) *Ungeblendete Tiere.*

Es bleibt nun noch die Reaktionsweise der Tiere zu untersuchen, die sich unter den vorher schon erwähnten Umständen als positiv phototaktisch erwiesen. Zum erstenmal fiel ein ungewöhnliches Verhalten

eines *Armadillidium* beim Zweilichterversuch auf, bei dem nach einigen Versuchen mit dem gleichen Tier die Spuren von der Mitte zwischen den zwei Lichtern aus nicht mehr senkrecht zur Verbindungslinie der beiden Lichter verliefen, wie in Abb. 17 a, sondern um 90° gedreht waren,

Abb. 17 a.

Abb. 17 b.

Abb. 17. *Armadillidium* unter der Einwirkung von 2 Lichtern (Glühlampen), a) in negativem, b) in positivem Zustand.

nämlich entweder auf das eine oder auf das andere der beiden Lichter zuführten (Abb. 17 b). Das gegensätzliche Verhalten *einem horizontal wirkenden Licht* gegenüber im negativen und positiven Zustand zeigen Abb. 18 a und b. Die Versuche mit Glühbirnen wurden noch ergänzt durch solche mit der Bogenlampe (Abb. 19). Steht das Tier so, daß nur ein Auge im Licht, das andere aber im Schatten liegt, so findet eine Wendung nach der beleuchteten Seite statt.

Es ist schon aus diesen Ergebnissen ersichtlich und wird sich noch weiterhin bestätigen, daß es sich hier um eine *genaue Umkehr der Reaktionsweise der negativ phototaktischen Asseln* handelt. *In jeder Stellung, in der beide Augen Licht gleicher Intensität erhalten, bewegt sich das positive Tier reaktionslos vorwärts; es befindet sich im Indifferenzzustand* (vgl. Kühn 1926).

Von besonderer Bedeutung für die Charakterisierung der Reaktionsweise der positiven Tiere ist der *Zweilichterversuch*. In Abb. 17 b sahen

wir schon, wie sich ein positives Tier verhält, wenn es sich in der Mitte zwischen zwei Lichtern befindet. Es geht auf eines zu. Das ist in diesem Fall ganz selbstverständlich, da jede andere Richtung ins Dunkle führt.

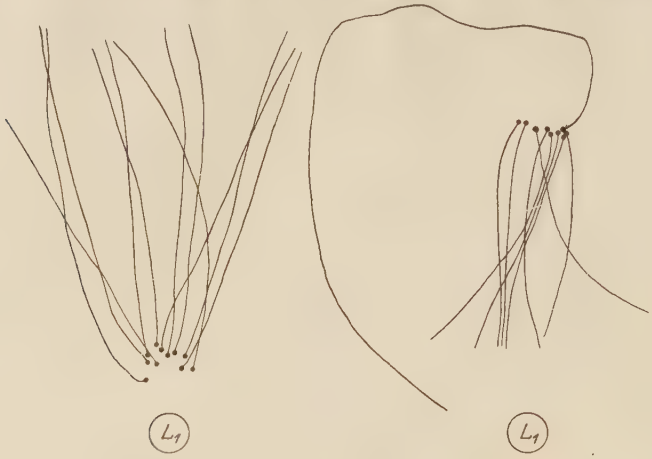

Abb. 18a. Abb. 18b.

Abb. 18. *Armadillidium* gegenüber einem Licht (Glühlampe), a) in negativem, b) in positivem Zustand.

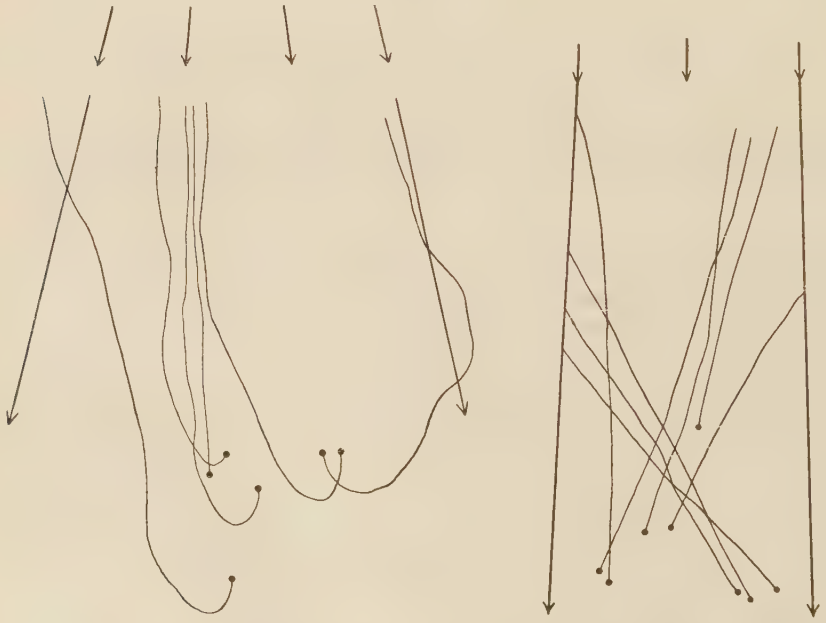

Abb. 19a. Abb. 19b.

Abb. 19. *Armadillidium*, positive Tiere, horizontale Beleuchtung mit einer Bogenlampe. Stellung der Tiere zu Beginn des Versuchs in a von der Lichtquelle weg, in b zu ihr hingewandt.

Wie wird sich nun aber ein Tier verhalten, das sich an irgendeinem Punkt der Senkrechten zur Verbindungslinie der beiden Lichter mehr oder weniger von ihnen entfernt befindet? (Abb. 20 in *A*). Wird es von vornherein eines der beiden Lichter auswählen, als „Marschrichtungspunkt" (v. Buddenbrock) oder wird es mitten zwischen beiden hindurchgehen? Das ist die entscheidende Frage, die seit Bohn (1905) in dieser Alternative gestellt, das Kriterium für die Fixierreaktion (Telotaxis, Kühn 1919) einerseits und tropotaktisches Verhalten andererseits ergeben sollte.

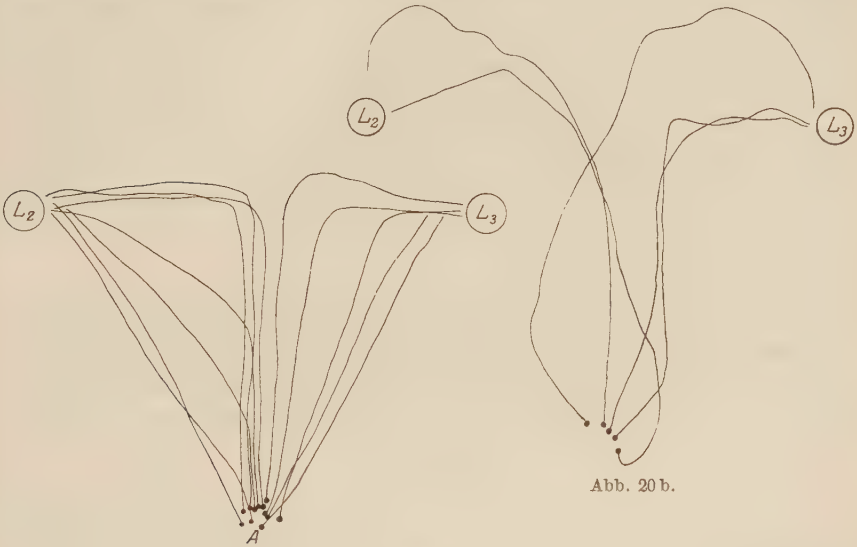

Abb. 20 a. Abb. 20 b.

Abb. 20. a und b. *Armadillidium*, positive Tiere, gegenüber 2 Lichtquellen (Glühlampen) gleicher Intensität.

Abb. 20 *a* und *b* zeigen eine Reihe von Kriechspuren von positiven Armadillidien im Zweilichterversuch. In der Mehrzahl der Fälle bewegen sich die Tiere zunächst angenähert in der *Diagonalen der Richtungen der von den beiden Lichtern ausgehenden Strahlen*, also parallel zu der Senkrechten auf der Verbindungslinie beider Lichter. Hat ein Tier diese Linie erreicht oder überschritten, so verläßt es seine bisherige Richtung und wendet sich einem der beiden Lichter zu. Bewegte es sich noch weiter in derselben Richtung wie bisher, so würde es bald beide Lichter im Rücken haben, die Augen würden kein Licht mehr erhalten. Das positive Tier befindet sich in diesem Fall, bei Verdunkelung von vorn, in derselben Lage wie das negative Tier bei Beleuchtung von vorn (s. S. 125). Dieses Gebiet zwischen den beiden Lichtern ist (wie auch in dem Versuch der Abb. 17 b) eine labile Zone, weil das Tier sich sowohl

nach rechts wie nach links wenden kann, um wieder in seine indifferente Lage zum Licht zu gelangen. Spontane Bewegungen oder eine ungerichtete Unterschiedsreaktion, die bei der Verdunkelung von vorn eintritt, bringen das Tier in eine Schieflage zu den beiden Lichtern, und diese gibt den Ausschlag, wohin die Wendung erfolgt. Abb. 20 b zeigt, wie oft nicht durch scharfe Wendung, sondern erst im großen Bogen das eine Licht erreicht wird.

In einem Teil der Fälle bildet der Lauf der Tiere von vornherein einen größeren oder kleineren Winkel mit der Senkrechten zur Verbindungslinie der beiden Lichter, und das Tier nähert sich einem der beiden Lichter, ohne aber in den meisten Fällen gerade darauf zuzulaufen. Man hat durchaus nicht den Eindruck, daß es in diesen Fällen das eine Licht als Marschrichtungspunkt gewählt hat, sondern daß es mit ungenauer Einstellung läuft. Man wird natürlich im Zweilichterversuch keine größere Genauigkeit der Einstellung in die Diagonale der Strahlenrichtungen erwarten dürfen, als sie bei der Orientierung nach einem Licht in die Strahlenrichtung erfolgt. Daß auch diese keineswegs immer sehr exakt ist zeigen Abb. 18 b und 19[1]).

v. Buddenbrock (1922) hat mit einer großen Anzahl positiv phototaktischer Tiere den Zweilichterversuch angestellt. Da die mit *Armadillidium* erhaltenen Resultate genau dem einen der von v. Buddenbrock aufgestellten Reaktionstypen entsprechen, hier aber anders gedeutet werden, als dort, seien seine Versuchsergebnisse und seine Deutung kurz angeführt:

„Es lassen sich zwei verschiedene Reaktionstypen unterscheiden:

a) Die Tiere bewegen sich von vornherein mehr oder weniger auf das eine Licht zu und beachten das andere Licht gar nicht. Sie verhalten sich also tatsächlich trotz zweiseitiger Reizung so, als ob sie nur aus einer Richtung gereizt würden.

b) Die Tiere bewegen sich bis zu einem Entscheidungspunkt, der für die Art einigermaßen konstant, für verschiedene Arten sehr verschieden liegt, in der Mittellinie, also so wie es die Tropismenlehre verlangt. Hier halten sie inne, um sich nach kurzen Suchbewegungen geradlinig auf das eine oder das andere Licht zuzubewegen. — Neben der Reaktion *b* ist beim selben Individuum fast stets die Reaktion *a* zu beobachten. Diese Tatsache gilt für fast alle untersuchten Arten.“ In Abb. 21 a und b sind zwei der von v. Buddenbrock angeführten Spurbilder wiedergegeben.

Um die Reaktionsweise *b* verstehen zu können, stellt v. Buddenbrock die Hypothese auf, daß es im Auge der Tiere, an denen sie beobachtet wurde, zwei funktionell verschiedene Regionen gibt: „Das

[1]) Die Frage der Gültigkeit des Resultantengesetzes wird im zoologischen Institut in Göttingen weiter untersucht.

Auge zerfällt also in eine vordere Region, die zum Richtungsehen tauglich ist und eine hintere, die sich hierzu nicht eignet". Ein Schema, das in Abb. 21 c wiedergegeben ist, soll das veranschaulichen. Nur mit Hilfe dieser Annahme scheint ihm verständlich, daß das Tier zunächst die Mittellinie als Weg nimmt. „Es stellt sich eben so ein, daß der Fixierraum beider Augen von der gleichen Lichtenergiemenge getroffen wird." Das besagt aber nichts anderes, als daß der von v. BUDDENBROCK *als „Fixierraum" bezeichnete Teil des Auges Tropotaxis auslöst.* Da zum

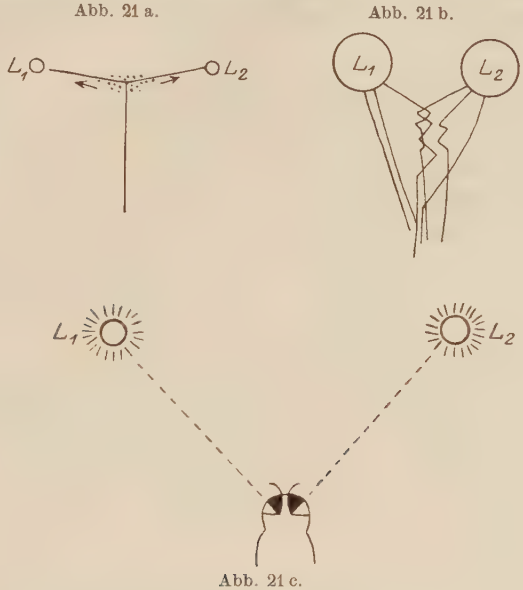

Abb. 21. Nach v. BUDDENBROCK, 1922: a) Schwimmbewegung von *Podocerus falcatus* (auch auf Zoea- und Megalopalarven zu beziehen). b) Schwimmbewegung von *Daphnia speciosa,* c) Lage eines „phototropen" Tieres, welches am Entscheidungspunkte angelangt ist. Der schwarzgezeichnete Augenteil ist der sog. „Fixierraum", welcher allein zum Richtungssehen geeignet sein soll.

„Richtungsehen" doch alle Teile des Facettenauges dienen, ist die Fixierraumhypothese zum mindesten nicht so zwanglos wie v. BUDDENBROCK meint, und es erscheint zweifelhaft, ob die Versuchsergebnisse in allen oder einem Teil der von v. BUDDENBROCK untersuchten Fälle nicht ebenso zu erklären sind wie bei *Armadillidium.* Daß bei *Daphnia* die Entscheidung für ein Licht nicht wie bei *Armadillidium* erst in der Verbindungslinie der beiden Lichter, sondern schon vorher eintritt, so daß der Entscheidungswinkel 90° beträgt, würde sich wohl aus der Tatsache erklären lassen, daß *Daphnia* ein Scheitelauge besitzt und nicht zwei seitlich liegende Augen wie *Armadillidium.* Für die hier vertretene Auffassung ist der Entscheidungspunkt zwischen beiden Lichtern nicht wie für v. BUDDENBROCK „begrifflich etwas durchaus Neues", so daß

um seinetwillen eine besondere Hypothese ersonnen werden müßte, sondern fügt sich dem in den übrigen Versuchen beobachteten Verhalten des Tieres ganz selbstverständlich ein.

Der naheliegende Versuch der Ausschaltung eines Auges oder von Augenteilen wurde von v. Buddenbrock nicht gemacht, ist wohl auch bei einem Teil seiner Objekte schwer durchführbar. Bei den Landasseln vervollständigen Beobachtungen an geblendeten Tieren noch das Bild, das wir uns von der Reaktionsweise der positiven Tiere bisher gemacht haben.

b) *Einseitig geblendete Tiere.*

Auf Grund der Beobachtung von Kreisbewegungen nach der geblendeten Seite an einseitig geblendeten negativen Tieren bei Oberbeleuchtung und im diffusen Tageslicht sind unter den gleichen Beleuchtungsverhältnissen *bei den positiven Asseln*

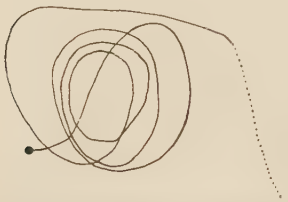

Abb. 22. *Armadillidium*, positives Tier, links geblendet, bei Oberlicht.

Abb. 23. *Armadillidium*, positive Tiere, links geblendet, bei horizontaler Beleuchtung mit einer Glühlampe.

Kreisbewegungen nach der sehenden Seite zu erwarten und werden auch tatsächlich beobachtet. Abb. 22 zeigt die Spuren eines links geblendeten positiven Tieres bei Oberlicht. Wieder wie bei den negativen Tieren erweist sich das Kreisen einwandfrei als auf der Lichtwirkung beruhend durch die Dunkelspur nach Ausschaltung des Lichtes.

Abb. 23 und 24 zeigen die Spuren links geblendeter positiver Tiere bei Beleuchtung von vorn mit einer Glühbirne (Abb. 23) und mit Bogenlicht (Abb. 24). Alle Spuren wenden sich nach rechts, also von der Seite des verdunkelten Auges weg. Geht die Wendung so weit, daß das sehende Auge im Dunkeln liegt, so wird der Lauf meist ziemlich geradlinig. Wenn durch spontane Wendungen das noch

sehende rechte Auge wieder Licht erhält, erfolgt wieder eine Wendung nach rechts.

Abb. 25 zeigt die Spuren eines links geblendeten positiven Tieres unter der Einwirkung zweier Lichter. Sie enden nicht, wie die eines ungeblendeten Tieres, alle bei einem der beiden Lichter. Es findet vielmehr die gleiche Wendung von der geblendeten Seite weg statt,

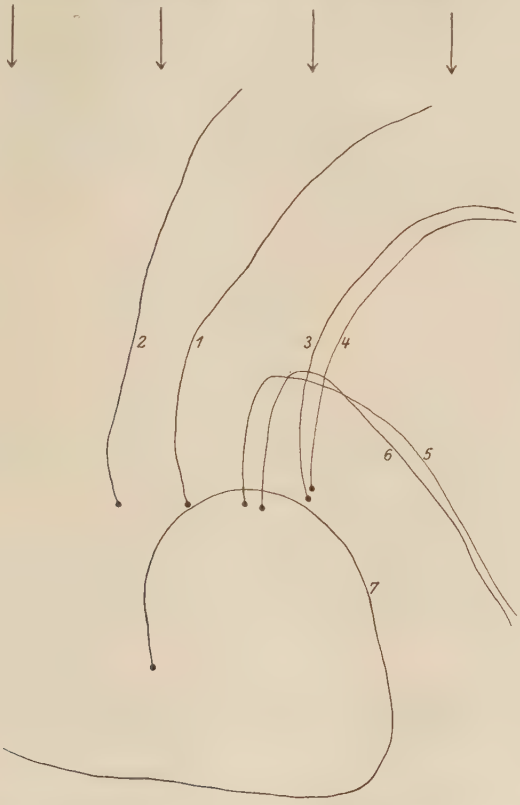

Abb. 24. *Armadillidium*, positive Tiere, links geblendet, bei horizontaler Beleuchtung mit einer Bogenlampe.

die schon bei Beleuchtung mit einem Licht beobachtet wurde und die auch hier das Tier am Licht vorbeiführt.

Das einseitig geblendete positive Tier befindet sich in horizontalem Licht wie im Oberlicht in derselben Lage wie das ungeblendete positive Tier bei einseitiger Beleuchtung (vgl. Abb. 22 mit Abb. 3). *Empfängt ein Auge einen Lichtreiz, das andere nicht, so erfolgt beim positiven Tier eine Wendereaktion nach der belichteten Seite.* Eine telotaktische Fixierreaktion findet nicht statt. Die Lichtorientierung der von mir unter-

suchten Landasseln bietet also im positiven wie im negativen Zustand das *typische Bild der Tropotaxis.*

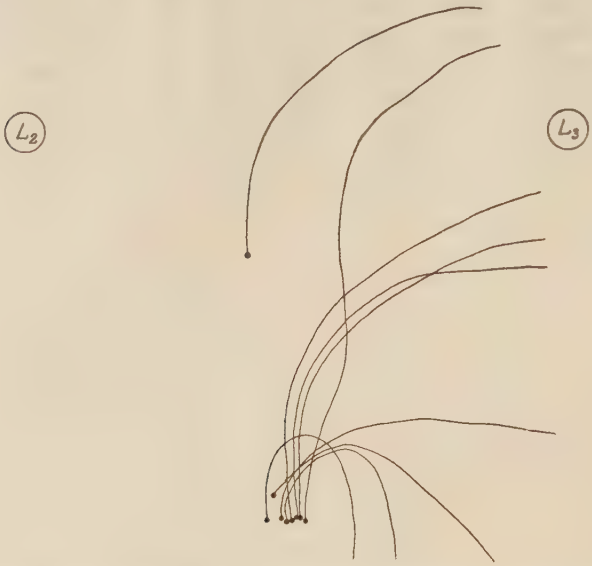

Abb. 25. *Armadillidium*, positives Tier, links geblendet, gegenüber 2 Lichtern (Glühlampen).

Zusammenfassung der Versuchsergebnisse.

Versuche wurden angestellt mit *Cylisticus convexus*, *Oniscus asellus*, *Trichoniscus riparius*, *Armadillidium cinereum* und *Porcellio scaber*.

Ruhende Tiere werden durch den Lichtreiz in Bewegung gesetzt (Photokinese).

Bei *Armadillidium* findet durch Aufenthalt im Hellen eine Umstimmung von negativer zu positiver Phototaxis statt; bei *Oniscus*, *Trichoniscus*, *Porcellio* und *Cylisticus* war eine solche nicht festzustellen.

Zählungen von Armadillidien in halbverdunkelten Schalen ergaben, daß negative Tiere nur in 29 vH. der Fälle, positive hingegen in 67 vH. der Fälle in der hellen Hälfte gesehen wurden (Photophobie).

Die Dunkelspuren unverletzter Tiere weichen nicht wesentlich von einer Geraden ab. Leichte Bogen nach rechts und links sind auf Suchbewegungen zurückzuführen. Schon durch den Bewegungsmechanismus ist der geradlinige Lauf der Asseln gesichert; es bedarf dazu keiner äußeren Reize. Bei Beleuchtung von oben wird die Spur eines Tieres, die im Dunkeln leichte Krümmungen aufwies, gestreckt dadurch, daß spontane Bewegungen nach beiden Seiten fortfallen.

In gerichtetem Licht orientieren sich bei einer Lichtquelle negative

Tiere so, daß stets beide Augen im Dunkeln liegen, positive so, daß beide Augen Licht empfangen.

Unter der Einwirkung zweier gleich starker Lichter bewegt sich das negative Tier diagonal zur Richtung der Lichtstrahlen. Zwischen zwei Lichtern verschiedener Intensität weicht es nach der Seite des schwächeren von der Diagonalen ab. Die positiven Tiere laufen vor zwei Lichter gesetzt gleichweit von beiden entfernt, meist in der Mittelsenkrechten auf die Verbindungslinie beider Lichter zu und wenden sich erst, wenn sie diese Verbindungslinie erreicht oder überschritten haben, dem einen von beiden Lichtern zu. Manchmal bildet ihr Lauf einen mehr oder weniger großen Winkel mit der Mittelsenkrechten, und ein Tier nähert sich von vornherein einem der beiden Lichter, meist aber ohne gerade darauf zuzusteuern; es wählt das eine Licht offenbar nicht als Marschrichtungspunkt, sondern läuft in dem beleuchteten Feld ungenau orientiert, wie dies auch gegenüber einer einzigen Lichtquelle vorkommt.

Beiderseits völlig geblendete Tiere zeigen keine Beziehung der Bewegungsrichtung zur Richtung des Lichts. Ein Hautlichtsinn wurde nicht gefunden.

Einseitig geblendete Tiere machen bei Beleuchtung von oben, sowie im diffusen Tageslicht Kreisbewegungen, und zwar negative Tiere nach der geblendeten, positive Tiere nach der sehenden Seite hin. Auch in horizontalem Licht werden dieselben Wendungen ausgeführt. Das einseitig geblendete positive Tier führt gegenüber einer Lichtquelle keine telotaktische Fixierreaktion aus, sondern wird durch Wendung zur sehenden Seite an der Lichtquelle vorbeigeführt; erst wenn die Wendung so weit gegangen ist, daß auch das sehende Auge kein Licht mehr erhält, wird der Lauf geradlinig.

Alle Teile eines Auges lösen gleichsinnige Reaktionen aus. Nach völliger Blendung eines Auges und teilweiser Blendung des anderen Auges wenden sich negative Tiere stets von dem noch Licht aufnehmenden Auge fort, gleichgültig ob an diesem der hintere oder der vordere Teil frei gelassen ist.

Teilweise Blendung der einen Seite kann bei negativen Tieren im Zweilichterversuch durch erhöhte Belichtung von dieser Seite aufgewogen oder überwogen werden.

Die Lichtorientierung der untersuchten Landasseln im negativen wie im positiven Zustand ist eine typische Tropotaxis im Sinne Kühns.

Literaturverzeichnis.

Abbot, Ch. H.: Reactions of Landisopods to Light. Journ. of exp. Zool. 27. 1918. — **Banta, A. M.:** A comparison of the reactions of a species of surface isopods with those of a subterran species. Part I. Exp. with light. Journ.

exp. Zool. **8.** 1910. — **Buddenbrock, W. v.:** Die Lichtkompaßbewegung bei Insekten. Sitzungsber. d. Heidelberg. Akad. VIII. 1917. — Ders.: Die Handlungstypen der niederen Tiere. Berl. klin. Wochenschr. Nr. 32. 1921. — Ders.: Untersuchungen über den Mechanismus der phototropen Bewegungen. Wiss. Meeresuntersuchg. **15.** 1922. — **Cole, L. J.:** An experimental study of the image forming power of various types of eyes. Proc. Am. Ac. of Arts and Sience. **42.** 1907. — **Dahl, Fr.:** Die Asseln oder Isopoden Deutschlands. Jena 1913. — **Dolley, E. L.:** Reactions to Light in Vanessa antiopa with special Reference to Circus-movements. Journ. of exp. Zool. **20.** 1916. — **Graber,** Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinns der Tiere. 1884. — **Grenacher:** Zur Morphologie und Physiologie des facettierten Auges. 1874. — **Hartline, H. K.:** Influence of light of very low intensity on phototropic reactions of animals. Journ. of gen. physiology. **6.** 1923. — **Herold:** Anatomie und Physiologie einiger Landisopoden. Zool. Jahrb., Abt. Anat. **35.** 1913. — **Kaulbersz, v.:** Biolog. Beobachtungen an *Asellus aquaticus*. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. **33.** 1913. — **Kühn, A.:** Versuche über die reflektorische Erhaltung des Gleichgewichts bei Krebsen. Verhandl. dtsch. zool. Ges. 1914.—. Ders.: Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919. — Ders.: Phototropismus und Phototaxis der Tiere. Handb. der norm. u. pathol. Physiol. XII, 1926. — **Loeb, J.:** Die Tropismen, in: Wintersteins Handb. der vergl. Physiologie. **4.** 1913. — **Mast, S. O.:** Light and the behavior of organisms. New York 1911. — **Müller, Hans:** Die Lichtreaktionen von *Julus fallax* und *Polydesmus complanatus*. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. **40.** 1924. — **Radl:** Über den Phototropismus der Tiere. 1903. — **Taliaferro:** Reactions to Light in *Planaria maculata*. Journ. exp. Zool. **31.** 1920. — **Torrey** and **Harp:** The role of random movements in the orientation of *Porcellio* scaber to light. Journ. of Animal Behavior. **4.** 1914.

Lebenslauf.

Ich, Charlotte Toni Annemarie Müller, wurde am 11. Dezember 1895 als Tochter des Kaufmanns Rudolf Müller zu Cassel geboren. Von Ostern 1902 bis 1912 besuchte ich das städt. Lyzeum und daran anschließend bis Ostern 1916 das Oberlyzeum zu Cassel. Zur Vertretung im Felde stehender Lehrkräfte verblieb ich zunächst als Lehrerin an meiner Schule. Herbst 1917 begann ich mit dem Studium der Naturwissenschaften in Göttingen, kehrte aber nach kurzer Zeit, einem Aufruf des Kriegsministers an die Studentinnen folgend, wieder nach Cassel zurück und übernahm eine Kriegsvertretung an einer Knabenvolksschule, die ich bis zum Ende des Krieges beibehielt. Von Ostern 1919 bis 1921 studierte ich in Göttingen, im Sommer 1921 in Freiburg, im Winter 1921 in Leipzig. Ostern 1922 kehrte ich wieder nach Göttingen zurück. Die Universitätslehrer, denen ich meine Ausbildung verdanke, sind die Professoren: Kühn, Peter, Kötz und Nohl in Göttingen, Spemann und Oltmanns in Freiburg und Driesch in Leipzig.